

М. Ф. Мельникова

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЧЕШУЙЧАТЫХ ЛИСТЬЕВ ПЛАГИОТРОПНОГО ПОБЕГА КОСТРА БЕЗОСТОГО

Среди луговых растений значительную группу составляют виды, образующие не только ортотропные, но и подземные плагиотропные побеги. К ней относятся и злаки длиннокорневищного типа. Они представляют большую ценность в кормовом отношении, так как образуют хорошо облиственные ортотропные побеги, которые часто составляют основу урожая травостоя лугов.

Большой интерес представляют луговые злаки и в научном отношении. Они обладают важными биоморфологическими особенностями. Одной из таких особенностей является их способность формировать большое количество длинных подземных плагиотропных побегов (корневищ), которые в процессе онтогенеза выходят на поверхность почвы и продолжают свое развитие в форме ортотропной части побега с ассимилирующими листьями.

Плагиотропные побеги в связи с подземным положением выполняют своеобразные функции и имеют существенные особенности в своей структуре. Они выполняют функции отложения питательных веществ, вегетативного возобновления и размножения растений. Плагиотропные побеги определяют длительность жизни и устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды.

Листья (катафиллы) этих побегов сильно редуцированы и выполняют функцию защиты верхушечной и интеркалярной меристем и пазушных почек. Формирование катафиллов проходит в почвенных условиях. В связи со специфичностью образования и функций катафиллы имеют особенности в своей структуре.

Морфология плагиотропных побегов длиннокорневищных злаков изучалась многими исследователями (Клинген, 1914; Вильямс, 1922; Смелов, 1947; Серебряков, 1952; Любинский, 1957; Серебрякова, 1960, 1964; Любарский, 1965; Fisher, 1965; Лебедев, 1968; Чибрик, 1968 и др.). Исследований по анатомии этих побегов крайне мало. Сведения же об особенностях формирования структуры катафиллов, по существу, отсутствуют.

Нами поставлена задача изучить особенности формирования

структуры катафиллов костра безостого как одного из распространенных представителей длиннокорневищевых луговых злаков.

Методика. Костер безостый (*Bromus inermis* heuss.) выращивался в вегетационном домике в глиняных неглазурованных сосудах. Последние набивались дерново-среднеподзолистой почвой по 8 кг на сосуд. В каждом сосуде выращивалось по 5 растений. Постоянная влажность почвы — 70% от полной влагоемкости — поддерживалась путем полива сосудов до определенного веса.

Корневища для исследования брались от растений второго года жизни в середине июля. Они образованы побегами третьего порядка, а сами являются побегами четвертого порядка. В период взятия пробы большинство корневищ имело по 10 катафиллов (чешуйчатых листьев). В пробу брались верхушечные почки 20 плагиотропных побегов. Перед фиксацией почек два наружных колпачковых листа снимались. Колпачковые листья и катафиллы фиксировались в 70%-ном спирте, а верхушечные почки — в смеси Навашина. Для правильной ориентировки почки на блоке при фиксации несколько ниже точки роста в плоскости заложения листьев втыкалась тонкая медная проволока.

Постоянные препараты готовились по цитологической методике М. Н. Прозиной (1960). Микротомные продольные срезы верхушечных почек толщиной 8, а поперечные — 10 мк окрашивались гематоксилином по Гейденгайну. Поперечные срезы наружных колпачков и катафиллов готовились от руки и красились 1%-ным раствором сафранина по Картису и водным голубым. Препараты эпидермиса получали путем удаления лезвием безопасной бритвы всех тканей катафилла. Число эпидермальных клеток и устьиц эпидермиса на 1 мм² подсчитывалось в средней части, между главным сосудистым пучком и краем катафилла.

На постоянных препаратах продольных срезов верхушечной почки определялась площадь медианного среза точки роста и подсчитывалось количество клеток в тунике и корпусе. Форма медианного сечения точки роста близка к геометрической фигуре полуэллипса. Поэтому площадь медианного сечения точки роста определялась по формуле: $S = 0,78 \cdot D \cdot H$, где D — диаметр точки роста на уровне самого молодого листового зачатка, H — высота точки роста, представляющая собой перпендикуляр, опущенный из ее вершины на основание (диаметр). Высота листовых зачатков на постоянных препаратах измерялась окулярным винтовым микрометром или путем подсчета микротомных срезов, толщина которых составляла 10 мк.

Гистогенез катафилла прослеживался путем изучения серии поперечных и продольных срезов почки под микроскопом МБР-3. Типичные микрпрепараты фотографировались с помощью фотонасадки МФН-8.

Результаты исследований. Верхушечная почка корневища имеет большую емкость, чем верхушечная почка ортотропного вегетативного побега. При 10 сформированных катафиллах на плагиотропном

побеге его верхушечная почка содержит 9 листовых образований: один валик, два пленчатых примордия и 6 колпачковых листьев. Точка роста этого плагиотропного побега находится в фазе 20-го пластохрона. Верхушечная почка главного ортотропного вегетативного удлинённого побега, точка роста которого находится в течение 20-го пластохрона, содержит только 7 листовых образований: валик, два пленчатых примордия, три колпачковых листа и один разворачивающийся лист. Возрастание емкости верхушечной почки корневища происходит за счет увеличения количества колпачковых листьев. Высокая емкость и вытянутая конусообразная форма верхушечной почки плагиотропного побега является приспособительной особенностью для преодоления сопротивления и большей защиты верхушечной меристемы от повреждения.

Наши наблюдения показали, что точка роста корневища, так же как и точка роста ортотропного вегетативного побега костра, имеет однослойную тунику. По своим размерам она значительно крупнее точки роста ортотропного вегетативного побега. Площадь медианного сечения точки роста плагиотропного побега, находящегося в максимальной фазе 20-го пластохрона, более чем в два раза превышает площадь медианного сечения точки роста ортотропного вегетативного побега в той же фазе 20-го пластохрона, а общее количество клеток медианного сечения точки роста соответственно больше на 30%. Большая мощность точки роста плагиотропного побега по сравнению с точкой роста ортотропного вегетативного побега, по-видимому, связана с тем, что эти плагиотропные побеги, осенью выходящие на поверхность почвы и растущие ортотропно, в следующем году становятся генеративными, в то время как их материнские побеги — вегетативные удлинённые — выполняют трофическую функцию и осенью отмирают.

Катафилл в точке роста плагиотропного побега закладывается путем периклиналильного деления клеток туники или наружного слоя клеток корпуса. В формировании катафилла участвует туника и корпус. После отчленения листового зачатка точка роста имеет минимальную величину. Затем она регенерирует и перед отчленением нового зачатка достигает максимальной величины. За период 20-го пластохрона от минимальной до максимальной фазы площадь медианного сечения точки роста увеличилась на 3385 мк^2 , т. е. на 63,2% (см. таблицу). Это увеличение произошло, главным образом, за счет возрастания числа клеток, средний размер которых увеличился только на 9,8%. Число клеток резко возросло в корпuse и мало — в тунике. В течение 20-го пластохрона от минимальной до максимальной фазы корпус увеличился на 17 клеток, а туника только на 6 клеток.

По заложению листа ортотропных побегов злаков имеется значительная литература (Rosler, 1928; Kliem, 1936; Sharman, 1942; Guttenberg, 1960; Bonnett, 1961; Klaus, 1966 и др.). Эсау (1969), обобщив результаты имеющихся исследований по заложению листьев злаков, отмечает, что листовые примордии у этих расте-

ний возникают благодаря периклинальным делениям двух наружных слоев точки роста независимо от числа слоев туники.

Точка роста плагитропного побега костра так же, как и точка роста вегетативного удлинённого побега, имеет однослойную тунику и заложение катафилла начинается с периклинального деления клеток туники или корпуса. Лист закладывается не всегда точно в медианной плоскости точки роста, поэтому периклинальные деления встречаются не только на медианных, но и на соседних срезах.

Т а б л и ц а

**Структурные изменения точки роста плагитропного побега костра
в течение 20-го пластохрона**

Показатели точки роста	Фазы пластохрона	
	мин.	макс.
Диаметр, <i>мк</i>	95,2±2,0	115,2±3,5
Высота, <i>мк</i>	71,8±3,2	97,8±0,9
Площадь медианного сечения, <i>мк</i> ²	5354,0±168	8739,0±408
Кол-во клеток на медианном сечении	45,0±1,6	67,0±1,8
Площадь сечения клетки, <i>мк</i> ²	119,0±2,1	130,4±2,6

Рост листового зачатка и формирование структуры катафилла происходит своеобразно и в сравнении с ассимилирующим листом имеет существенные различия. Потомки периклинально разделившихся клеток туники и корпуса делятся антиклинально. В тунике эти деления начинаются раньше, чем в корпусе. Листовой бугорок в средней части по своей толщине состоит из трех слоев клеток. В результате латерального распространения делений клеток точки роста бугорок разрастается и превращается в валик. Толщина валика в средней части составлена 3 слоями клеток, перед началом верхушечного роста зачаток становится 4-слойным.

В период превращения валика в пленчатый примордий в его основании закладывается медианный прокамбиальный пучок. По своим размерам он еще мал и на продольном срезе валика представлен 2—3 вытянутыми клетками с более темноокрашенным содержимым. Такое раннее появление первого прокамбиального пучка нами прослежено ранее при формировании листа ортотропного побега костра, а Хичем и Шарменом (Hitch, Shagmat, 1968) наблюдалось при формировании листа ежи сборной.

Первый пленчатый примордий в средней части имеет 4 слоя клеток и достигает высоты 50 *мк*. В его основании по обе стороны от медианного пучка закладывается по одному латеральному прокамбиальному пучку. Таким образом, у пленчатого примордия имеется 3 прокамбиальных пучка. Но все они находятся в основании и ни один из них не достигает средней части примордия. Второй пленчатый примордий по высоте почти в два раза превышает первый. В его основании имеется 7 прокамбиальных пучков, из них 3 распространяются до средней части примордиев.

В результате дальнейшего верхушечного роста пленчатый примордий превращается в колпачковый лист. В средней части он состоит из 5—6 слоев клеток, достигает высоты 540 мк и закрывает точку роста. В отличие от первого колпачкового листа ортотропного побега костра он остается бесцветным, так как не содержит хлоропластов. В первом колпачковом листе по обе стороны от вторых латеральных пучков закладываются третьи прокамбиальные латеральные пучки. В результате базипетального роста медианный пучок первого колпачкового листа соединяется с остальной прокамбиальной системой оси.

Второй колпачковый лист в период 20-го пластохрона в два раза длиннее первого и покрывает не только точку роста, но и первый колпачковый лист. В средней части он имеет толщину 54 мк, по которой расположено 6—7 слоев клеток. У второго колпачкового листа заканчивается заложение третьих латеральных пучков и начинается дифференциация клеток медианного прокамбиального пучка в клетки сосудистого пучка. В наружной части прокамбиального пучка появляется первая ситовидная трубка. Паренхимные клетки, расположенные над медианным прокамбиальным пучком и над первыми латеральными пучками, начинают делиться и становятся более мелкими. В дальнейшем оболочки этих клеток утолщаются, происходит их одревеснение. Эти клетки вакуолизируются, содержимое их отмирает, и они над пучком проводящих элементов превращаются в механическую ткань.

В верхней части второго колпачкового листа начинается образование устьиц. Возникают материнские клетки замыкающих устьичных клеток. Одна из клеток эпидермиса делится ассиметрично, образуются две клетки: маленькая узкая с густым темно-окрашенным содержимым — материнская клетка замыкающих клеток устьица и большая — эпидермальная клетка.

Околоустьичные клетки возникают в результате ассиметричных делений клеток эпидермиса, прилегающих к материнской клетке замыкающих клеток (пирогенный тип развития околоустьичных клеток). Образование устьиц у колпачкового листа идет базипетально. Поэтому от вершины к основанию одного и того же колпачка можно наблюдать разные фазы образования устьиц.

Чельцова (1957) при формировании ассимилирующих листьев пшеницы, Боннетт (Bonnett, 1961) и Кауфман (Kauffman, 1963) у овса описывают аналогичную последовательность клеточных делений, приводящую к образованию устьица, и базипетальное направление их образования у колпачкового листа. Но устьиц у катафиллов в сравнении с ассимилирующими листьями образуется мало. У катафилла 10-го яруса на наружном эпидермисе насчитывается $7 \pm 0,20$ устьиц на 1 мм^2 поверхности. А у ассимилирующего листа 10-го яруса ортотропного вегетативного побега их $28 \pm 0,88$. Имеются устьица и на внутреннем эпидермисе катафилла, но там их еще меньше — $3 \pm 0,08$ на 1 мм^2 поверхности.

У третьего колпачкового листа закладываются четвертые лате-

ральные прокамбиальные пучки. В медианном пучке имеется уже 3—4 ситовидные трубки. Во внутренней части медианного прокамбиального пучка появляется первый сосуд. Таким образом, возникновение проводящих элементов у формирующегося катафилла начинается, как и в пучках листьев ортотропных вегетативных побегов, с флоэмной части. Первый элемент протоксилемы появляется после образования нескольких протофлоэмных клеток. В первых латеральных пучках третьего колпачкового листа имеется одна ситовидная трубка. Начинается дифференциация протофлоэмы и во вторых латеральных пучках.

Четвертый колпачковый лист по толщине состоит из 8—9 слоев клеток. В последующих колпачках число слоев клеток по толщине формирующегося катафилла не увеличивается и дальнейший рост его в толщину происходит за счет растяжения клеток. При формировании листа ортотропного побега костра увеличение числа слоев клеток по толщине его происходит вплоть до разворачивания листа. Деление клеток при формировании катафилла заканчивается раньше, чем при формировании ассимилирующего листа.

Общее количество прокамбиальных и прокамбиально-сосудистых пучков в основании этого колпачкового листа — 27. В следующих колпачковых листьях число пучков не увеличивается. Приостановка клеточных делений и завершение заложения прокамбиальных пучков происходит одновременно в четвертом колпачковом листе. При формировании ассимилирующего листа эти процессы завершаются позднее, только в разворачивающемся листе.

В медианном прокамбиально-сосудистом пучке четвертого колпачкового листа имеется пять ситовидных трубок. Клетки-спутницы у ситовидных трубок протофлоэмы и ранней метафлоэмы отсутствуют. В нем сформировано два сосуда протоксилемы. В первых латеральных пучках сформировано 2—3 ситовидные трубки и 1 один сосуд протоксилемы. Во вторых латеральных пучках имеются 1—2 ситовидные трубки и 1 сосуд протоксилемы.

Пятый колпачковый лист в три раза выше четвертого и в 32 раза превосходит по высоте первый колпачок. В средней части этого колпачкового листа насчитывается 20 прокамбиально-сосудистых пучков. Число прокамбиальных пучков в основании колпачка по сравнению с четвертым колпачком не увеличивается. В медианном и первых латеральных прокамбиально-сосудистых пучках отчетливо выделяются боковые метаксилемные сосуды. Число слоев мезофилла по толщине пятого колпачкового листа остается таким же, как и в четвертом колпачке. Мезофилл дифференцирован слабо. Таким образом, дифференциация постоянных тканей в катафиллах плагитропного побега происходит довольно быстро и совпадает со значительным ростом высоты колпачковых листьев. Кловес (Clowes, 1961) и Эсау (1969) также указывают, что созревание тканей катафиллов происходит быстрее, чем в ассимилирующих листьях.

Шестой колпачковый лист является последним колпачком вер-

хушечной почки плагиотропного побега. В его средней части располагается 24 сосудистых пучка. Такое же количество пучков имеется и в средней части у вполне сформированного катафилла. Метаксилемные боковые сосуды во всех пучках с утолщенными одревесневшими стенками. Склеренхимная обкладка развита над всеми пучками, но она слабее выражена, чем у сосудистых пучков ассимилирующих листьев. Оболочки клеток мезофилла, прилегающих к нижнему эпидермису, утолщены. Оболочки округлых паренхимных клеток, составляющих мезофилл листа, разрушаются и между пучками образуются воздухоносные полости.

Сформированный катафилл почти по всей своей длине сохраняет большую ширину — до 6 мм и только в самой верхней части становится более узким. Размеры воздухоносных полостей увеличиваются. Эпидермис на обеих сторонах катафилла имеет одревесневшие оболочки. Устьица по длине листа располагаются около сосудистых пучков. В медианном пучке сформированного катафилла выделяется 3—4 сосуда ксилемы и 7—8 ситовидных трубок с клетками-спутницами. Между ксилемой и флоэмной частью пучка выделяется ряд склеренхимных клеток (рис. 1).

В связи с тем, что колпачковые листья защищают точку роста плагиотропного побега от повреждения при продвижении его в почве, кончики катафиллов имеют большую толщину, чем средняя часть. В верхней части катафилл состоит из 12 слоев клеток и толщина его достигает $376,3 \pm 17,6$ мк.

В связи с подземными условиями формирования катафиллов, их анатомическая структура имеет ряд особенностей. Наряду с сильным одревеснением стенок клеток наружного и внутреннего эпидермиса катафилла, одревесневают и оболочки клеток мезофилла, прилегающие к наружному эпидермису. Число клеток и устьиц эпидермиса на 1 мм² поверхности у катафилла в несколько раз меньше, чем у ассимилирующего листа. Мезофилл дифференцирован слабо. Клетки мезофилла имеют меньшую извилистость оболочек, хлоропласты отсутствуют. Сосудистые пучки катафилла мельче, чем пучки зеленого листа. Уменьшение размеров пучка происходит за счет сокращения диаметра и числа проводящих элементов. Склеренхимная обкладка сосудистого пучка сильнее развита с нижней стороны.

Структура катафилла по длине плагиотропного побега закономерно изменяется. Результаты наших исследований по изучению ярусного изменения морфологической структуры катафилла подтверждают данные Т. С. Чибрик (1968). Площадь чешуйчатого листа от основания побега к вершине изменяется по восходящей кривой. Чем ближе катафилл располагается к верхушке побега, тем больше его площадь. Площадь катафилла 10-го яруса в три раза превосходит площадь катафилла 1-го яруса. Длина междоузлий плагиотропного побега с 1-го по 9-й ярус увеличивается с 1 до 30 мм. Междоузлие 10-го катафилла имеет меньшую величину, так как рост его еще не закончился.

Данных по ярусному изменению анатомической структуры катафилла в литературе нами не встречено. Результаты наших исследований по ярусному изменению эпидермиса катафиллов плагиотропного побега костра показывают, что анатомическая структура катафилла, так же как и структура листьев ортотропных побегов, от яруса к ярусу закономерно изменяется. Кривая изменений числа устьиц эпидермиса катафилла аналогична кри-

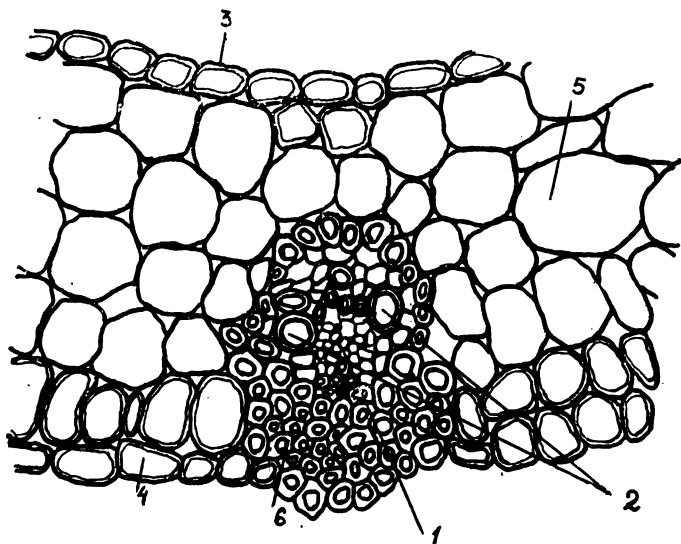


Рис. 1. Поперечный срез через чешуйчатый лист.

1 — флоэма, 2 — сосуды ксилемы, 3 — внутренний (верхний) эпидермис, 4 — наружный (нижний) эпидермис, 5 — клетки мезофилла, 6 — склеренхима.

вой. изменения площади катафиллов (рис. 2). Число устьиц от яруса к ярусу увеличивается. Если у катафилла нижнего яруса число устьиц на 1 мм^2 поверхности равно 2, то на 10-м их 7.

По ярусам плагиотропного побега изменяется и количество клеток эпидермиса. С 1-го по 3-й ярус на 1 мм^2 поверхности катафилла оно уменьшается. С 3-го по 5-й ярус остается постоянным, а затем возрастает и на 10-м ярусе достигает максимума. Такой ход кривой изменения количества клеток эпидермиса катафилла по ярусам аналогичен кривой ярусного изменения числа клеток эпидермиса листьев генеративного побега костра.

В настоящее время в литературе все больше сведений появляется о том, что ярусные изменения метамеров побега вызываются внутренними причинами (Кондратьева-Мельвиль, 1965; Лебедев, 1966; Гупало, 1969). Наличие ярусного изменения структуры катафиллов, развивающихся примерно в одинаковых подземных условиях, на наш взгляд, подтверждает это положение.

Выводы. 1. Верхушечная почка плагиотропного побега костра имеет большую емкость, чем верхушечная почка ортотропного побега. Повышение ее емкости происходит за счет увеличения количества колпачковых листьев. Большая емкость и конусообразная форма верхушечной почки являются приспособительной особенностью для преодоления сопротивления почвы и большей защиты верхушечной меристемы от повреждения.

2. При 10 полностью сформированных катафиллах точка роста плагиотропного побега костра находится в течение 20-го пласто-

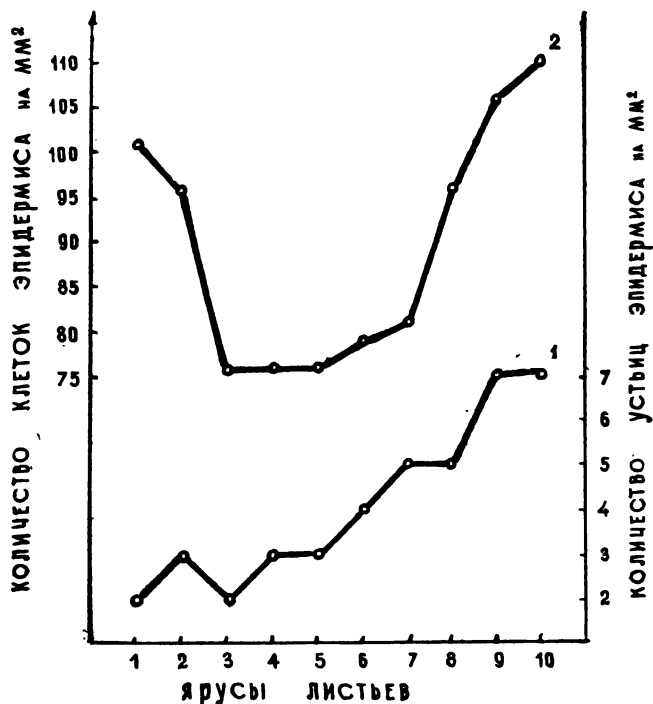


Рис. 2. Ярусное изменение количества устьиц (1) и клеток (2) эпидермиса чешуйчатого листа.

хрона. По своим размерам она более чем в 2 раза превосходит точку роста ортотропного вегетативного удлинённого побега, находящуюся в периоде этого же пластохрона. Заложение катафилла начинается периклинальным делением клеток однослойной туники или наружного слоя клеток корпуса. В формировании катафилла участвуют клетки туники и корпуса.

3. В процессе формирования структуры катафилла медианный прокамбиальный пучок закладывается первым — в период превращения валика в пленчатый примордий, а латеральные — в пленчатых примордиях и колпачковых листьях. Возникновение посто-

янных тканей в почке плагиотропного побега происходит быстрее, чем у ортотропных побегов. В медианном прокамбиальном пучке второго колпачкового листа начинается образование элементов флоэмы. Возникновение элементов ксилемы отстает на один пластхрон. Устьица впервые образуются также во втором колпачковом листе в базипетальном направлении. Формирование мезофилла завершается в четвертом колпачковом листе. В нем заканчивается и заложение прокамбиальных пучков. У ассимилирующих листьев ортотропного побега формирование мезофилла и заложение прокамбиальных пучков идет вплоть до разворачивания листа.

4. Анатомическая структура катафилла существенно отличается от структуры ассимилирующих листьев ортотропного побега, у него меньше устьиц, одревесневают не только оболочки клеток наружного и внутреннего эпидермиса, но и клетки мезофилла, прилегающие к нижнему эпидермису. Мезофилл дифференцирован слабо, хлоропласты отсутствуют, имеются воздухоносные полости. Проводящая ткань катафиллов развита слабее, чем у ассимилирующих листьев ортотропных побегов. Механическая обкладка у сосудистого пучка выражена только с наружной стороны, но клетки имеют более толстые оболочки.

5. Анатомо-морфологическая структура катафиллов по ярусам плагиотропного побега существенно изменяется. Размеры катафиллов от основания к вершине побега изменяются по восходящей кривой. Аналогично изменяется и число устьиц эпидермиса на 1 мм^2 поверхности. Число клеток эпидермиса на 1 мм^2 поверхности со 2-го по 3-й ярус уменьшается, с 3-го по 5-й остается постоянным, а с 6-го яруса увеличивается, на 10-м ярусе достигает максимума. Ход кривой изменения количества клеток эпидермиса катафилла аналогичен кривой ярусного изменения числа клеток эпидермиса листьев генеративного побега костра. Однако изменение структуры катафилла по ярусам выражено слабее, чем листьев ортотропного побега. Если площадь листовой пластинки главного вегетативного удлинённого побега с 1-го по 10-й ярус увеличивается более чем в 16 раз, то площадь катафилла — в 3.

ЛИТЕРАТУРА

Вильямс В. Г., 1922. Естественнаучные основы луговодства или луговедения. М.

Гупало П. И., 1969. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. М.

Клингген И. Н., 1914. Костер безостый. Спб.

Кондратьева-Мельвиль Е. А., 1965. О разнолистности у сеянцев некоторых древних растений. — «Ботан. ж.», 50, № 5.

Лебедев П. В., 1966. Морфогенез луговых злаков и условия внешней среды. Автореф. докт. дис. Пермь.

Лебедев П. В., 1968. Проявление морфогенеза луговых злаков. — «Учен. зап. Уральск. ун-та», 73, № 4, 19—154.

Любарский Е. Л., 1967. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань.

Любинский Н. А., 1957. Физиологические основы вегетативного размножения растений. Киев.

Прозина М. Н., 1960. Ботаническая микротехника. М.—Л.

Серебряков И. Г., 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.

Серебрякова Т. И., 1960. О двух формах кушения у костра безостого (*Bromus inermis* Leyss.) в первый год жизни. — «Бюлл. МОИП, отд. биол.», 15, № 5, 63—74.

Серебрякова Т. И., 1964. Формирование куста и клона у костра безостого *Bromus inermis* Leyss. — «Ботан. ж.», 49, № 1, 39—51.

Смелов С. П., 1947. Биологические основы луговодства. М.

Чельцова Л. П., 1957. Цитологические данные о развитии устьиц листа пшеницы. — «ДАН», 113, № 6.

Чибрик Т. С., 1968. Некоторые особенности формирования и роста ортотропных и плагиотропных побегов костра безостого и пырея ползучего в зависимости от факторов внешней среды. — «Учен. зап. Уральск. ун-та», 73, вып. 4, 234—249.

Эсау К. И., 1969. Анатомия растений. М.

Bonnett O. T., 1961. The oat plant: its histology and development. Urbana.

Clowes F., 1961. Apical Meristems. Oxford.

Fisher J., 1965. Morphological distinct stages in the growth and development of rhizomes of *Poa pratensis* L. and correlation with specific geotropic responses. — «Canad. J. Bot.», 43, N 10, 163—1175.

Guttenberg H., 1960. Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. 1. Die Angiospermen. — «Handbuch des Pflanzen — anatomie», 8, N 3, Berl.

Hitch P., Sharman B., 1968. Initiation of procambial strands in axillary buds of *Dactylis glomerata* L., *Secale cereale* L. and *Lolium perenne* L. — «Ann. Bot.», 32, N 125, 153—164.

Kaufman P., 1963. Striking features in the development of internodal epidermis in the oat plant (*Avena sativa*). — «Michigan Bot.» 1, N 2.

Klaus H., 1966. Ontogenetische und histogenetische Untersuchungen an der Gerste (*Hordeum distichon* L.). — «Bot. Jahrb. System. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr.», 85, N 1, 45—79.

Kliem F., 1936. Vegetationspunkt und Blattanlage die *Avena sativa*. — «Beitr. Biol. Pflanzen.», 24, N 3, 282—310.

Rosler P., 1928. Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Triticum vulgare*. — «Planta», 5, N 1, 28—67.

Sharman B., 1942. Development anatomy of the shoot of *Zea mays* L. — «Ann. Bot.», 6, N 22, 245—282.